



**INSTITUTO LATINOAMERICANO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y
DE LA NATURALEZA**

CIENCIAS BIOLÓGICAS – ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD

INFLUENCIA DE LOS ATRIBUTOS GEOGRÁFICOS EN LA DIVERSIDAD BETA DE COMUNIDADES INSULARES DE SERPIENTES.

FATIMA BARBOZA PENAYO

FOZ DE IGUAZU-PR

2015



**INSTITUTO LATINOAMERICANO DE CIENCIAS DE LA VIDA Y
DE LA NATURALEZA**

CIENCIAS BIOLÓGICAS – ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD

**INFLUENCIA DE LOS ATRIBUTOS GEOGRÁFICOS EN LA DIVERSIDAD BETA
EN COMUNIDADES INSULARES DE SERPIENTES.**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado
como requisito para la obtención de
Licenciatura en Ciencias Biológicas – Ecología
y Biodiversidad – en la Universidad Federal de
Integración Latinoamericana (UNILA).

Graduanda: FATIMA BARBOZA PENAYO
Orientador: Prof. Dr. MICHEL VARAJÃO GAREY

FOZ DE IGUAZU 2015

FATIMA BARBOZA PENAYO

**INFLUENCIA DE LOS ATRIBUTOS GEOGRÁFICOS EN LA DIVERSIDAD BETA EN
COMUNIDADES INSULARES DE SERPIENTES.**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado
como requisito para la obtención de
Licenciatura en Ciencias Biológicas –
Ecología y Biodiversidad – en la Universidad
Federal de Integración Latinoamericana
(UNILA).

BANCA EXAMINADORA

Orientador Prof. Dr. Michel Varajão Garey
UNILA

Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior
UNILA

Prof. Dr. Peter Lowenberg Neto
UNILA

Foz de Iguazú, ____ de ____ de 2015

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de todo corazón a todas las personas que me acompañaron en esta etapa.

A Dios por su infinita misericordia.

A mis padres María Selva y Virgilio, por su apoyo incondicional, por inculcarme valores, por la educación por sus consejos y por muchas cosas más. A mis hermanos: Rafael, Carmen, Ana, Catalina, a Miguelito por ser parte importante de mi vida, los mejores, por aceptarme con mis defectos, porque no me dejaron sola en ningún momento. A mi Principito por estar siempre conmigo por motivarme a seguir adelante. Y a todos mis familiares que de alguna u otra forma siempre me brindan palabras de aliento... Los amo.

A la Universidad Federal de Integración Latinoamericana por la beca concedida.

Al Profesor Michel Varajão Garey, no sólo por la orientación, también por su gran paciencia, por el acompañamiento a lo largo de este camino, por no desistir a pesar de todo, por el empeño y dedicación en transmitir sus conocimientos y ayudarnos a siempre buscar ser mejores...Gracias!!.

A mis amigos que estuvieron conmigo estos cinco años a Cristian, Tania, porque gracias a ustedes aprendí el valor de la amistad, por llenar mi vida de grandes momentos que hemos compartido. A mis colegas y amigos biólogos Débora, Patito, Ever, Jessica, Gisselle, Adri Leila gracias por los buenos momentos, por compartir risas, quebrantos, por estar siempre.

Al profesor Samuel Adami por ser un profe muy buena onda siempre, por darnos muchas ideas en la elaboración de este trabajo. A Fausto Errito Barbo por la buena disposición y ayudarnos en varias dudas surgidas a lo largo de la pesquisa.

A todos mis colegas del curso que siempre estuvieron compartiendo y haber hecho de la etapa universitaria un trayecto de vivencias que no olvidaré.

Agradezco también al excelente grupo de profesores que conforman el curso de Biología, gracias a todos y a cada uno de ellos por apostar en la formación profesional de sus alumnos, por compartir con nosotros sus experiencias y conocimientos, hoy su siembra está dando frutos...

Gracias a todos!!

PENAYO, Fátima B. Influencia de los atributos geográficos en la diversidad beta en comunidades insulares de serpientes. 2015. Trabajo de Conclusión de Curso (Graduación en Ciencias Biológicas- Ecología y Biodiversidad) – Universidad Federal de Integración Latinoamericana- UNILA, Foz de Iguazú, 2015.

RESUMEN

Las islas como ambientes aislados y discretos, constituyen ecosistemas de gran estudio y fascinación para la elaboración de teorías ecológicas en el ámbito de poblaciones y comunidades. La teoría de la biogeografía de islas establece la riqueza de especies, y consecuentemente la composición de especies en una isla resulta de procesos ecológicos y evolutivos tales como: la tasa de migración y un balance entre especiación y extinción. Estos procesos son influenciados a su vez por factores geográficos como las distancias geográficas de las islas hasta el continente o entre otras islas así como también el área insular. De este modo, este trabajo evalúa los patrones de variación en la diversidad beta en relación a los atributos geográficos de las islas, como la diferencias en las distancias al continente, distancia entre islas y área insular. El área de estudio abarco 17 islas del litoral del Estado de São Paulo, sureste de Brasil. Los inventarios de especies de serpientes (variable dependiente) fueron obtenidos en la literatura disponible y complementada con consulta online a colecciones científicas. La diversidad beta fue analizada en relación a las variaciones del grado de similitud en la composición de especies entre islas, por el índice de Jaccard y posterior análisis de ordenación. Las variables independientes fueron medidas utilizando el software Google Earth® (e.g., distancias al continente y entre islas) u obtenidas a través de la consulta a manuscritos (e.g., el área). Las influencias de los factores geográficos sobre la diversidad beta fueron evaluados a partir de la correlación de matrices triangulares por testes de Mantel. Fueron levantadas 38 especies de serpientes, siendo la riqueza de especies por islas de $9,29 \pm 8,47$ (media \pm desvío estándar). No fue observada una influencia de la distancia entre islas y variación de las áreas en la composición de especies. Con todo, la variación en la composición fue relacionada a la variación en la distancia entre las islas al continente. De este modo, verificamos un efecto del decaimiento de la similitud en la composición de especies en relación a la distancia de las islas al continente. Este patrón evidencia la influencia de la restricción en la dispersión en la composición de las comunidades de serpientes. Las islas más próximas son colonizadas por más especies, en cuanto islas distantes del continente, apenas las especies con mayor capacidad de dispersión podrían colonizarlas, aumentando la similitud en la composición entre las islas más distantes del continente.

Palabras claves: biogeografía, *distance decay*, islas, dispersión, similitud en la composición.

PENAYO, Fátima B. Influência dos atributos geográficos na diversidade beta em comunidades insulares de serpentes. 2015. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas- Ecologia e Biodiversidade) – Universidade Federal da Integração Latino-americana- UNILA, Foz do Iguaçu, 2015.

RESUMO

As ilhas como ambientes isolados e discretos, são ecossistemas de grande fascínio para o estudo e desenvolvimento de teorias ecológicas no âmbito de populações e comunidades. A teoria da biogeografia de ilhas estabelece a riqueza de espécies e, consequentemente, a composição de espécies em uma ilha é resultado de processos ecológicos e evolutivos, tais como: a taxa de migração e um balance entre especiação e extinção. Esses processos são por sua vez influenciados por fatores geográficos, tais como a área das ilhas, a distância da ilha para o continente ou para outras ilhas. Deste modo, o presente trabalho avalia os padrões de variação na diversidade beta em relação aos atributos geográficos das ilhas, como as diferenças na área, distâncias ao continente e entre ilhas. A área de estudo abrangeu 17 ilhas do litoral Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Os inventários de espécies de serpentes (variável dependente) foram obtidos em literatura disponível e suplementado com consulta on-line a coleções científicas. A similaridade na composição entre as ilhas foi avaliada pelo índice de Jaccard e posterior análise de ordenação. As variáveis independentes foram obtidos através da consulta a manuscritos (e.g. a área) ou medidas utilizando o software Google Earth ® (e.g., as distâncias ao continente e entre as ilhas). As influências de fatores geográficos sobre diversidade beta foram avaliadas a partir da correlação de matrizes triangulares por testes de Mantel. Foram registradas 38 espécies de serpentes, sendo a média de espécies por ilhas $9,29 \pm 8,47$ (media \pm desvio padrão) espécies. Não foi observada uma influência da variação da distância entre ilhas e das áreas insulares na composição de espécies. No entanto, a variação na composição foi relacionada com a variação da distância das ilhas ao continente. Assim, verifica-se o efeito do decaimento da semelhança na composição de espécies em relação à distância das ilhas para o continente. Este padrão mostra a influência da restrição na dispersão na composição de comunidades de serpentes. As ilhas mais próximas são colonizadas por mais espécies, e as ilhas distantes do continente, apenas por aquelas com alta capacidade de dispersão poderia coloniza-las, aumentando a semelhança na composição entre as ilhas mais distantes do continente.

Palavras-chave: biogeografia, *distance decay*, dispersão, ilhas, similaridade na composição.

SUMARIO

	Pág.
SUMARIO.....	7
1. INTRODUCCION.....	8
2. OBJETIVOS.....	13
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1 Área de estudio.....	14
3.2 Diseño muestral.....	15
3.3 Análisis estadísticos.....	18
4. RESULTADOS	20
5. DISCUSIONES.....	25
6. CONCLUSIÓN.....	29
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30
Anexos.....	35

1. INTRODUCCION

Las islas son ambientes discretos, concebidas como porciones de tierra completamente rodeadas de agua, constituyendo ecosistemas más desafiantes para la sobrevivencia de comunidades de animales y plantas. De acuerdo con Whittaker & Palacios (2007) existen cuatro tipos de islas: i) oceánicas, formadas a partir de movimientos de placas tectónicas de los océanos y no poseen conexión con masas de terrestres del continente; ii) islas de la plataforma continental, porciones de tierras localizadas sobre la plataforma continental, pudiendo haber estado conectados al continente en periodos más remotos, pero actualmente, esa conexión no existe más; iii) fragmentos continentales; rocas de origen continental que se separaron del continente por eventos geológicos; iv) islas de cuerpos de agua dulce, localizados en lagos y ríos. Los ambientes insulares siempre han fascinado a gran número de investigadores por poseer límites bien determinados, lo que favorece la evaluación de características abióticas (e.g., área, perímetro, altitud, edad) y bióticas (e.g., riqueza y composición de especies) más fácilmente cuantificables. Además, islas presentan también un alto grado de endemismo (Cox & Moore 2013). De este modo, las islas actúan como “laboratorios naturales” (Whittaker & Palacios 2007) favoreciendo la formulación de teorías e hipótesis que pueden ser aplicados a otros ecosistemas que funcionan como islas, tales como, manchas de florestas, topos de montaña y matrices aisladas de vegetación (Whittaker & Palacios 2007; Townsend *et al.* 2010; Cox & Moore 2013).

La influencia de las islas en los estudios de ecología data del siglo XVIII, a partir de datos obtenidos en viajes exploratorios, una de las teorías propuestas para explicar los procesos ecológicos y padrones emergentes que actúan en las poblaciones y comunidades insulares fue propuesta por MacArthur y Wilson (1967) conocida como “Teoría del equilibrio de la biogeografía de islas”. Según esta teoría la riqueza de especies en una isla resulta de procesos ecológicos y evolutivos tales como: la tasa de migración y un balance entre especiación y extinción que son fuertemente influenciados por atributos geográficos de cada isla: área y aislamiento (MacArthur & Wilson 1967; Whittaker 2008; Lomolino *et al.* 2010). No en tanto. la biogeografía de islas no se resume sólo al trabajo de MacArthur y Wilson (1967), sino de manera general abarca estudios espaciales y temporales sobre la

biodiversidad existente en estos fragmentos aislados por agua (Brown & Lomolino 2006; Whittaker & Palacios 2007).

Los océanos constituyen una barrera a la distribución de los animales debido a que existen muy pocos organismos terrestres que consiguen sobrevivir por mucho tiempo en el agua salada, eso restringe de sobremanera la diversidad biótica capaz de dispersarse para la isla (Cox & Moore 2013). Muchos animales terrestres no pueden ser capaces de alcanzar islas muy distantes, sin embargo pueden llegar a éstas por dispersión pasiva siendo cargados por vientos, corrientes marítimas o en “balsas naturales” (e.g., árboles caídos, troncos) que son lanzados al mar oriundos del continente (Cox & Moore 2013) o por introducción antrópica (Fattorini 2010b). Por eso, la capacidad de colonización de las islas es influenciada por factores geográficos como el grado de aislamiento, o sea la distancia de la isla hasta el continente, así como, el área o superficie y edad de las islas (MacArthur & Wilson 1967, Simberloff 1974; Whittaker 2008) y por las corrientes marinas (Censky *et al.* 1998). De este modo, la mayor riqueza de especies es esperada de ser encontrada en islas más antiguas, con gran superficie y próximas al continente (Heaney 1984; Richman *et al.* 1988; Kohn & Walsh 1994; Carrascal & Palomino 2002).

El modelo del equilibrio prevé patrones generales en relación a los mecanismos que generan y mantienen los padrones de riqueza de especies en islas, siempre comparando con el continente, con todo, este modelo fornece poca o ninguna evidencia acerca de variación en la composición de especies entre las comunidades insulares (*i.e.*, la diversidad beta). La evaluación de los factores que afectan la composición de especies puede fornecer dimensiones adicionales y ayudar a elucidar los mecanismos subyacentes de diversidad en islas que muchas veces no son explicados a partir de riqueza (Kadmon & Pulliam 1993; Fattorini 2010a; Morrison 2014). Así, por ejemplo, dos islas pueden poseer misma riqueza de especies pero diferir considerablemente en su composición, variando en un gradiente de completa similitud, donde las dos islas son habitadas por las mismas especies, hasta completamente disimilares, es decir, sin ninguna especie en común (Kadmon & Pulliam 1993). Con todo, la comprensión de los factores que afectan la composición de especies en islas todavía es un desafío para la biogeografía actual, especialmente para los grupos con baja capacidad de dispersión como las serpientes.

La composición de especies en una isla puede reflejar directamente los procesos de inmigración y colonización por medio de la dispersión de las especies (Gillespie & Roderick 2002). La dispersión puede darse a partir de individuos que migran partiendo del continente o de otras islas (Fattorini 2010a). Es decir, la biota en las islas es fuertemente afectada por el grado de aislamiento (Adamson 1939; MacArthur & Wilson 1967; Fattorini 2010a, b). En asambleas que presentan alto flujo de dispersión (e.g., aves, artrópodos y murciélagos), debido a la constante comunicación e intercambio de individuos con sus fuentes, las probabilidades de especiación y extinción por eventos estocásticos son menores cuando comparadas con grupos de baja capacidad de dispersión tendiendo a homogeneizar la composición entre las comunidades (Astorga *et al.* 2012). Mientras que, en grupos con limitada habilidad de dispersión, como por ejemplo los reptiles, las comunidades insulares tenderán a presentar una gran disimilitud en su composición de especies, debido al pequeño flujo de migrantes entre islas (Fattorini 2010a). Así, un factor importante en este proceso es la distancia entre la fuente de dispersión de los organismos y el lugar que puede ser colonizado (MacArthur & Wilson 1967; Whittaker & Palacios 2007).

Las distancias geográficas existentes entre islas y el continente o mismo entre islas próximas tienen un papel importante en la composición de biotas en islas, ya que determinan el grado de aislamiento de las islas. La probabilidad que una isla sea alcanzada por una especie es inversamente proporcional a la distancia de su hábitat fuente (MacArthur & Wilson 1967), siendo que cuanto mayor la distancia de la isla en relación al continente menor será la tasa de migración y probabilidad de su colonización (MacArthur & Wilson 1967; Fattorini 2010a; Lomolino *et al.* 2010). Consecuentemente islas más próximas al continente tienden a tener una composición más similar entre sí, que cuando comparadas con islas más distantes (Fattorini 2010a). Según Nekola & White (1999) las causas por detrás del patrón de decaimiento de la similitud en la distancia pueden estar relacionados a características ambientales (heterogeneidad ambiental), configuraciones espaciales (tamaño y aislamiento de los hábitats), así como a características intrínsecas de los organismos (dispersión y amplitud de nicho). El aumento de disimilitud en la composición de especies con el aumento en la distancia geográfica ya fue registrado para diferentes ecosistemas: montañas (Whittaker 1960), florestas aisladas (Nekola

& White 1999), florestas tropicales (Morlon *et al.* 2008), cuerpos de agua dulce (Astorga *et al.* 2012), y también para diversos taxones, tales como plantas (Whittaker 1960; Nekola & White 1999), y animales (Buckley y Jetz 2008; Calderón-Patrón *et al.* 2013). Este padrón que describe cómo la similitud en la composición de especies entre dos comunidades varía con la distancia geográfica que las separa es referido como decaimiento en la distancia (en inglés *distance-decay*) (Nekola & White 1999; Morlon *et al.* 2008).

Una otra fuente de dispersión de organismos para islas podrían ser las poblaciones que habitan otras islas que se encuentran próximas geográficamente, esta dinámica es conocida como el efecto trampolín ecológico (*stepping stones*) (Adamson 1939; Gillespie 2002; Fattorini 2010a). Esta hipótesis asume que los individuos llegan a las islas moviéndose de una para otra utilizando islas cercanas para dispersión (Adamson 1939). Así, cuanto menor la distancia entre islas mayor el flujo de individuos de diferentes especies, resultando en una mayor semejanza en la composición de especies entre islas más cercanas (Gillespie 2002; Fattorini 2010a). Este patrón fue observado por Fattorini (2010a, b) al analizar la similitud en la composición de especies para diferentes grupos taxonómicos en islas del mar Mediterráneo. Fattorini (2010a) observó que islas próximas geográficamente presentan comunidades más semejantes en la composición de especies tanto para organismos que se dispersan activamente como las aves, cuanto pasivamente, tales como, moluscos, opiliones, quilópodos. De este modo, es esperado que la composición de las comunidades de serpientes en islas sea afectada por la dispersión entre islas, resultando en un patrón de cuanto más próximas fueren las islas más semejantes ellas serán en relación a la composición de especies.

La probabilidad de que individuos que se dispersan tanto desde el continente cuanto desde otras islas alcancen una determinada isla depende en gran medida de su área. Pues cuanto mayor la área, mayor es la chance de recibir migrantes y mayor la probabilidad de establecimientos de una población (MacArthur & Wilson 1967; Losos & Ricklefs 2010). Por detrás de la hipótesis especie-área se encuentran implícitamente envueltos varios fenómenos ecológicos evolutivos, como extinción, especialización y especiación. De manera que áreas mayores soportan poblaciones mayores independientemente de la forma de dispersión de los

organismos (Connor & McCoy 1979; 2001), lo que reduce la probabilidad de extinción por factores estocásticos y aumenta la probabilidad de especialización y especiación, en relación a áreas de menor tamaño (MacArthur & Wilson 1967; Whittaker 2008; Losos & Ricklefs 2010). Así, la riqueza de especies tenderá a ser mayor en islas con mayor superficie como establecido en la relación especie-área (Simberloff 1974; Connor & McCoy 1979; 2001), y que ya fue observado en comunidades insulares de serpientes (Cicchi *et al.* 2007), aves (Mac Arthur & Wilson 1970, Carrascal & Palomino 2002), plantas (Visnadi & Vital 2001) e invertebrados (Araújo *et al.* 2006). Del mismo modo, islas que presentan áreas similares tendrán probablemente mayor similitud en la riqueza de especies, que a su vez implicaría una mayor probabilidad de compartir especies, resultando en una mayor similitud en su composición (Fattorini, 2010a). Por ejemplo, si dos islas varían en su número de especies, una con cien especies y la otra con diez, el máximo de especies que pueden compartir será diez, consecuentemente, la gran variación de la riqueza reduce el grado de similitud de la composición de especies. Siendo así, se espera que cuanto menor la variación del tamaño de islas, la riqueza de especies será más similar, aumentando así la probabilidad de compartir más especies.

Por tanto, la similitud o disimilitud de la composición de comunidades entre islas puede ser el resultado de distintos factores geográficos tales como: distancia o grado de aislamiento de las islas, superficie o área de las mismas. Estos factores pueden generar predicciones que podrían ser testadas a fin de evaluar los padrones de diversidad beta en islas. Con todo, faltan estudios evaluando la influencia de factores geográficos en la diversidad beta de serpientes en islas (*e.g.*, Guerrero *et al.* 2005). Las comunidades insulares de reptiles y en especial de serpientes son un buen modelo de estudio, pues, la gran mayoría tienden a tener una capacidad de dispersión reducida, cuando comparadas con otros organismos como aves, invertebrados y mamíferos (Pough *et al.* 2006, Pitta *et al.* 2013). La dispersión de los reptiles hasta las islas puede ocurrir de manera pasiva en troncos de árboles (Wallace 1802), balsas naturales (Cox & Moore 2013) y por la introducción de especies exóticas por humanos (Savidge 1987), o puede ocurrir de manera activa, nadando entre dos localidades (Schwaner 1991). Con todo, independientemente del modo de dispersión, los factores geográficos influyen la composición de las comunidades de serpientes.

OBJETIVOS

El presente trabajo evaluó la influencia de atributos geográficos (aislamiento: distancia al continente, entre islas próximas, y superficie insular) en la variación de la composición de especies en comunidades de serpientes en islas del Estado de São Paulo, Brasil. Teniendo como esquema teórico las diferentes influencias de distancia o grado de aislamiento y área, se pretende testar las siguientes predicciones: (i) islas equidistantes al continente presentarán comunidades similares en su composición; (ii) islas más próximas entre sí tendrán mayor similitud en sus comunidades de especies y por fin, (iii) islas con tamaños similares presentarán una mayor similitud en su riqueza, por consiguiente mayor probabilidad de semejanza en la composición de sus especies.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

Para el presente trabajo fueron consideradas 17 islas del litoral sureste de Brasil (entre las latitudes 23° 20' S a 25°15'S y longitudes 44° 45' O a 48° 00'O), enfocando en datos de serpientes de islas del Estado de São Paulo (Figura 1). El litoral de São Paulo se extiende por aproximadamente 400km, y su organización geomorfológica está inserida en la unidad conocida como Provincia costera, que a su vez se divide en subzonas denominadas Serranía Costera y “Baixada Litorânea” (Tessler *et al.* 2006). La evolución geológica del litoral paulista fue condicionada por dos conjuntos de fenómenos, uno el surgimiento de la Serra do Mar relativos a acciones tectónicas durante el final de cretáceo, y segundo relacionado a las variaciones del nivel del mar durante el cuaternario que resultó en la formación de islas costeras (Tessler *et al.* 2006), incluido todas las islas analizadas en este trabajo.

La región litoral del estado de São Paulo está inserida en el bioma del Bosque Atlántico (Morellato & Haddad 2000), dentro de la eco región de florestas tropicales y subtropicales húmedos latifoliados “*moist broadleaf*” (Olson *et al.* 2001). A lo largo del litoral de São Paulo son encontradas fitofisionomias como vegetación sobre playas, floresta de alta y baja restinga, floresta paludosa, floresta de transición restinga encosta (Souza & Luna 2008). Ya en las islas la vegetación es caracterizadas como floresta ombrofila densa (*sensu* Morellato & Haddad 2000). Analizando el clima en macro escala, de acuerdo al sistema de Koppen-Geiger actualizado por Peel *et al.* (2007) el clima del litoral de Estado de São Paulo corresponde al tipo Cfa, o sea, climas templados, con veranos secos, y calientes.

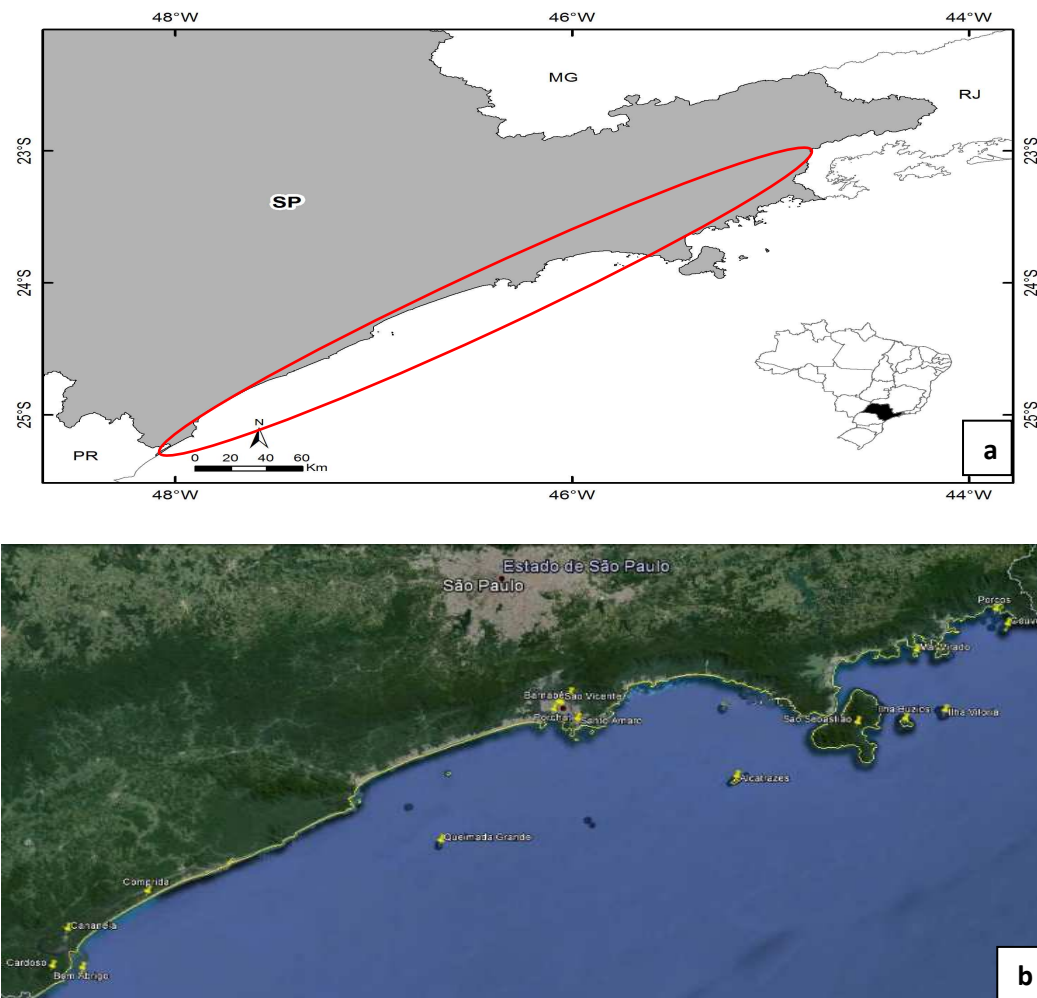


Figura 1. Área de estudio a) mapa esquemático de Brasil con enfoque en el litoral de São Paulo b) Imagen satelital de las principales islas estudiadas (Fuente: Google Earth)

3.2 Diseño muestral

Fueron obtenidos datos bióticos y abióticos de 17 islas. En cada islas fue obtenido área, distancia en relación al continente, distancia lineal y no lineal (acompañando el recorte del litoral) entre islas. Las distancias de las islas al continente van de 0,01 km a 37,97km ($8,4 \pm 14,10$) (media \pm desvío estándar), la variación de distancia entre islas van 0.52km a 378.08 km ($136,23 \pm 36,82$), y el tamaño de las islas estudiadas varía de 13,7 hectáreas a 33600 ha (5825 ± 10283) (TABLA 1).

La ocurrencia de serpientes en las islas fue obtenida mediante la pesquisa en trabajos ya publicados (e.g., Cicchi *et al.* 2007, 2009; Silveira 2009; Centeno 2008), así como consulta directa vía internet a la literatura científica existente tanto en lengua portuguesa como inglesa en los portales electrónicos: Web of Science y

Google Académico® detallando los siguientes criterios de búsquedas: nombre diversas islas del litoral de Estado de São Paulo, “*snake of brazilian islands*”, “*snakes of Sao Paulo*”, “*Herpetofauna em ilhas de Sao Paulo*” y búsqueda por términos asociados tal como “snakes” AND “island”. Para complementar las búsquedas bibliográficas, también se analizaron colecciones científicas de registros serpientes existentes en museos disponibles en plataformas electrónicas (e.g., Specieslink y Gbif). Como no fue posible visitar todas las colecciones para validar la identificación de las especies, utilizamos las informaciones disponibles por museos y artículos. En los casos de duda fueron consultados taxonomistas de serpientes para validar/certificar la presencia de las especies en las islas, así como también para actualizar nomenclatura de las especies.

En cada isla se analizaron: distancia al continente, distancia entre islas, y área. Las medidas distancia al continente y distancia entre islas fueron extraídas utilizando el software Google Earth®, considerando los extremos más próximos de la isla al continente y la menor distancia entre las islas. Para la distancia entre islas fueron tomadas dos tipos de medida: (i) lineal, que consiste en trazar una recta mediante la herramienta del Google Earth ® desde el extremo de una isla hasta la otra isla pudiendo pasar por el continente, (ii) no lineal, consistiendo en la elaboración de las rutas o trazos pasando por el borde del continente hasta llegar a la próxima isla. Informaciones sobre área de cada isla fueron considerados a partir de datos obtenidos en la literatura (e.g., Cicchi *et al.* 2007, 2009; Centeno 2008; Silveira 2009).

TABLA 1. Islas del litoral de São Paulo consideradas para el análisis de variación en la composición de especies con sus respectivas áreas y distancia al continente.

Nombre de la isla	Latitud	Longitud	Área (ha)	Distancia del continente
				(km)
Alcatrazes	24°6'S	45°42'O	135	33,4
Anchieta	23°32'S	45°03'O	828	0,49
Barnabé	23°54'S	46°19'O	173,4	0,01
Bom Abrigo	25°07'S	47°52'O	154	3,55
Búzios	23°48'S	45°08'O	755	24,09
Cananéia	25°00'S	47°55'O	13,7	0,24
Cardoso	25°05'S	47°59'O	22500	0,08
Comprida	24°54'S	47°48'O	20000	0,31
Couves	23°25'S	44°51'O	64,5	2,53
Mar Virado	23°34'S	45°09'O	119	2
Porchat	23°52'S	46°22'O	15	0,23
Porcos	23°23'S	44°54'O	24,2	0,74
Queimada Grande	24°29'S	46°40'O	430	34,8
São Sebastião	23°51'S	45°20'O	33600	1,76
Santo Amaro	23 °57'S	46 °21'O	14000	0,05
São Vicente	23°57'S	46°18'a 24'O	6000	0,12
Vitória	23°43'S	45°00'O	221,3	37,97

3.3 Análisis estadísticos

Para el análisis de similitud en la composición de especies entre las islas fue aplicado el índice de similitud de Jaccard. El índice de Jaccard es obtenido a partir de una matriz con datos de presencia/ausencia de las especies de cada isla, considerando las islas A y B, el índice se calcula usando la siguiente fórmula $J = S_{AB} / (S_{AB} + S_A + S_B)$. Dónde: S_{AB} = número de especies compartidas, comunes para A y B; S_A = número de especies presentes en la isla A y ausentes en B; S_B = número de especies presentes en B pero ausentes en A. La elección del índice de Jaccard se debe al hecho de que no considera los valores de abundancia, permitiendo así la comparación entre las áreas con un menor ruido por ejemplo debido a diferencias en el esfuerzo muestral. Además de eso, el índice de Jaccard es útil como una medida de similitud ya que minimiza las diferencias en el tamaño de la muestra y no considera las duplas ausencias (Kadmon & Pulliam 1993; Fattorini 2010a). Para obtener los valores de disimilitud en las comunidades los valores obtenidos por Jaccard fueron transformados ($=1 - \text{Jaccard}$) Con la comparación par a par de las comunidades fue obtenida una matriz triangular de disimilitud en la composición de especies.

Para análisis de los factores geográficos fueron construidas matrices de variación en la similitud de cada uno de los atributos (área, distancia al continente y distancia entre islas). Para análisis de la distancia de las islas en relación al continente fue utilizado la siguiente fórmula (adoptado de Kadmon & Pulliam 1993): $DIS = |D_A - D_B|$. Donde D_A y D_B son las medidas de distancias del continente a las islas A y B respectivamente. Para los demás atributos i) distancia entre islas, y ii) área fue cuantificada la variación usando la misma fórmula. Esta fórmula es una medida de disimilitud, cuyo valor va desde cero, cuando $D_A = D_B$ y aumenta con la diferencia de las distancias entre islas y el área. Después de la aplicación de la fórmula fue obtenida una matriz triangular de la comparación entre islas para cada uno de los atributos.

Estas matrices triangulares fueron correlacionadas utilizando el análisis de correlación de matrices de Mantel (Mantel 1967). El test de Mantel ejecuta la correlación entre los elementos de dos matrices, utilizando la estadística Z, donde Z depende del número y magnitud de los elementos de la matriz a ser comparada (Legendre & Legendre, 2012). Por consiguiente, es realizada una normalización para

transformar el valor Z en un coeficiente de correlación (r) y testada por permutaciones (Legendre & Legendre 2012). Fueron realizadas 9999 permutaciones por la técnica de Monte Carlo. Para llevar a cabo el análisis estadístico de Mantel se correlacionó la matriz triangular con los valores de disimilitud en la composición de las comunidades con las matrices triangulares de: (i) distancia geográfica de las islas en relación al continente en kilómetros; (ii) distancia lineal entre islas en kilómetros (iii) distancia entre islas considerando el formato del continente, no lineal, también en kilómetros y (iv) variación en el área entre islas en hectáreas. El test de Mantel se realizó utilizando el programa R (2015) version 3.2.0 ® con el paquete *vegan* (Oksane *et al.* 2015).

Para el análisis gráfico de los patrones observados y verificar si existe algún gradiente de ordenación fue adoptado el análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico o nMDS (Nonmetric Multidimensional Scaling) empleando también el coeficiente de similitud de Jaccard. Para facilitar la visualización en el gráfico las islas fueron divididas en cuartiles de acuerdo a su relación a la distancia al continente. El NMDS proyecta las distancias de la matriz triangular en un espacio de dimensiones elegidas en este caso bidimensional. El resultado es el diagrama de dispersión que mejor refleja la matriz triangular original (Hepp & Melo, 2008). Una medida de stress (Standardized Residual Sum of Squares) es generado en el análisis y representa cuánto las distancias del gráfico son diferentes de las distancias originales así, cuanto menor su valor, mejor es la relación de las muestras en el espacio bidimensional reducido (Legendre & Legendre, 2012). Este análisis fue realizado en el programa PAST (Hammer *et al.* 2001). En todos los análisis fueron considerados un alfa de 5%.

3. RESULTADOS

En las 17 islas fueron registradas 38 especies de serpientes, 32 de ellas perteneciente a la familia Colubridae, seis especies a Viperidae, una especie de la familia Elapidae y una de la familia Boidae (TABLA 2), siendo la media de especies por islas de $9,29 \pm 8,47$. Las islas de São Vicente y Cardoso fueron las islas con mayor número de especies (23 especies cada una) y las de menor número fueron Porcos y Couves con una especie registrada en cada una de ellas. En la isla Barnabé que es la más próxima al continente fue registrado apenas dos especies y la más distante (Vitória) cuatro. En la isla con menor área (Cananéia) se registró la presencia de 16 especies, y en la de mayor tamaño (São Sebastião) 20 especies. Las islas más similares en relación a su composición fueron San Vicente y Cardoso (64% de similitud) de acuerdo al índice de Jaccard. En el análisis par a par de similitud 28 islas no presentaron ninguna especie en común, o sea, 100% de disimilitud (ver tabla en anexo).

Las especies más frecuentes fueron *Micrurus corallinus* y *Liophis miliaris* presentes en 12 y 11 islas respectivamente. Fueron registradas nueve especies con presencia en solamente una isla: *Corallus hortulanus*, *Taeniophallus bilineatus*, *Imantodes cenchoa*, *Sordellina punctata*, *Waglerophis merremii*, *Bothrops* sp., *Bothrops insularis*, *Bothrops otavioi* y *Bothrops alcatraz*.

Fue verificado que existe una correlación positiva entre la variación de la distancia de la isla al continente y la diferencia en la composición de comunidades de serpientes (Tabla 3), o sea, cuanto mayor la diferencia en la distancia de la isla en relación al continente, mayor es la variación en la composición de sus comunidades. Mientras que para los atributos distancia entre islas y tamaño insular no fue encontrada una asociación con la composición de comunidades de serpientes en islas.

A través del análisis de ordenación se observa que las islas próximas en su distancia al continente (principalmente los dos primeros cuartiles, colores negro y gris) se muestran agrupadas o más próximas indicando mayor similitud en su composición. Mientras que las islas más distantes del continente (tercer y cuarto

cuartil) presentan una gran variación en la composición de serpientes en relación a los demás islas (Figura 2).

TABLA 2. Distribución espacial de las serpientes registradas en 17 islas del litoral Estado de São Paulo, Brasil. Abreviaturas: AL: Alcatrazes; AN: Anchieta; BA: Barnabé; BOA: Bom Abrigo; BU: Búzios; CN: Cananeia; CAR: Cardoso; COM: Comprida; COU: Couves; MAV: Mar Virado; MOT: Monte de Trigo; POT: Porchat; POR: Porcos; QG: Queimada Grande; SAN: Santo Amaro; SAS: São Sebastião; SV: São Vicente; VIT:Vitória

Especies	AL	AN	BA	BOA	BU	CN	CAR	COM	COU	MAV	POT	POR	QG	SAN	SAS	SV	VIT
Familia Boidae																	
<i>Corallus hortulanus</i>														x			
Familia Colubridae																	
<i>Chironius bicarinatus</i>		x			x	x	x	x		x	x			x	x	x	
<i>Chironius exoletus</i>						x	x	x		x	x			x		x	
<i>Chironius fuscus</i>							x	x			x			x		x	
<i>Chironius laevis</i>							x	x							x	x	
<i>Chironius multiventris</i>						x	x							x	x	x	
<i>Clelia plumbea</i>							x								x	x	
<i>Dipsas albifrons</i>	x												x		x		
<i>Dipsas alternans</i>															x	x	
<i>Dipsas petersi</i>							x	x						x	x	x	
<i>Dipsas neivai</i>						x									x		
<i>Echinanthera cephalostriata</i>							x							x	x	x	
<i>Echinanthera melanostigma</i>														x		x	
<i>Echinanthera undulata</i>								x								x	
<i>Erythrolamprus aesculapii</i>			x			x									x	x	
<i>Helicops carinicaudus</i>						x	x	x			x			x		x	
<i>Imantodes cenchoa</i>							x										
<i>Liophis miliaris</i>		x		x		x	x	x	x		x			x	x	x	x
<i>Liophis poecilogyrus</i>							x							x		x	
<i>Oxyrhopus clathratus</i>						x	x								x	x	

Especies	AL	AN	BA	BOA	BU	CN	CAR	COM	COU	MAV	POT	POR	QG	SAN	SAS	SV	VIT
<i>Sibynomorphus neuwiedi</i>						x	x	X						x	x	x	
<i>Siphlophis pulcher</i>	x				x	x		X						x	x	x	
<i>Sordellina punctata</i>								X									
<i>Spilotes pullatus</i>		X				x	x	X			x			x	x	x	
<i>Taeniophallus bilineatus</i>							x										
<i>Thamnodynastes sp</i>								X							x		
<i>Tomodon dorsatus</i>						x	x				x					x	
<i>Tropidodryas serra</i>							x							x			
<i>Tropidodryas striaticeps</i>							x							x			
<i>Xenodon neuwiedii</i>						x	x							x	x		
<i>Waglerophis merremii</i>														x			
Familia Elapidae																	
<i>Micrurus corallinus</i>	x	x	X		x	x	X	X			X			x	x	x	x
Familia Viperidae																	
<i>Bothrops alcatraz</i>	x																
<i>Bothrops insularis</i>													x				
<i>Bothrops jararaca</i>		x				x	X	X		x	X	x		x	x	x	
<i>Bothrops jararacussu</i>		x		X		x	X	X			X			x	x	x	x
<i>Bothrops octavioi</i>																	x
<i>Bothrops sp.</i>					x												
Número de especies por isla (S)	4	6	2	2	4	16	23	16	1	3	10	1	2	21	20	23	4

Tabla 3 Resultados del análisis por test de Mantel entre la diferencia en la composición de las comunidades de serpientes la variación en los atributos geográficos de las islas.

Atributo geográfico	R	Valor de p
Distancia al continente	0.3296	0.0215
Distancia entre islas lineal	-0.03082	0.5784
Distancia entre islas no lineal	-0.02906	0.5692
Superficie o área insular	-0.1431	0.7979

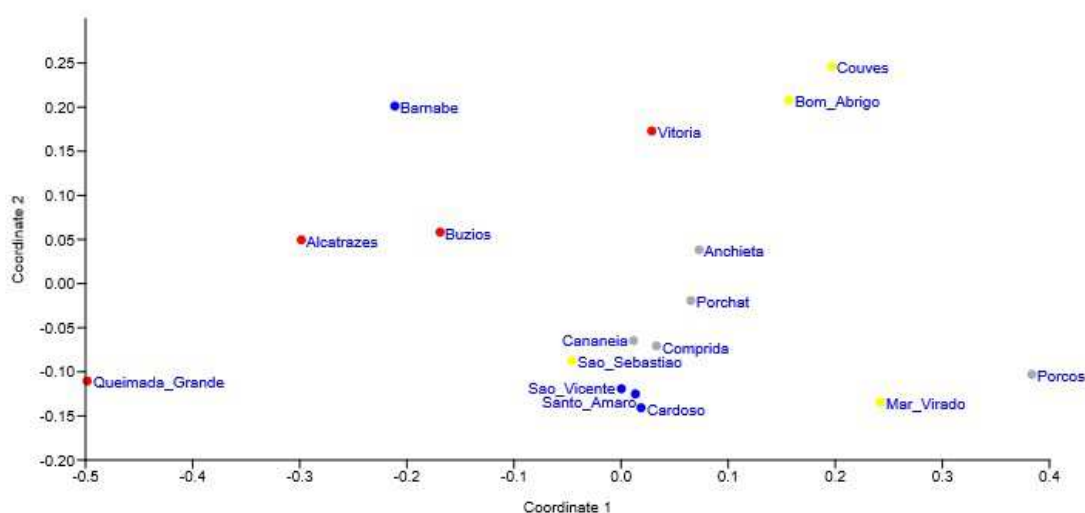


Figura 2. Análisis de escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS) de las islas estudiadas utilizando el índice de similitud de Jaccard. El valor de *stress* del análisis fue de 0.1717; el eje 1 presenta un $r^2=0.4784$ y eje 2 $r^2=0.2005$. Colores representan los cuartiles de las muestras en relación a su distancia al continente. Siendo azul, para el primer cuartil gris para el segundo, amarillo y rojo tercer y cuarto cuartil respectivamente

4. DISCUSIÓN

La variación de la composición de comunidades insulares de serpientes está fuertemente influenciado por el grado de aislamiento, es decir, la distancia geográfica de las islas en relación al continente, pero no está asociado con la distancia entre las islas o la diferencia en las áreas de las islas. Por esto, islas con variación similar en su distancia al continente fueron las más similares en la composición de sus especies. Esto parece ser un reflejo del fenómeno conocido como decaimiento de la similitud con el aumento en las distancias (en inglés *distance-decay*) (Nekola & White 1999; Soininen *et al.* 2007; Morlon *et al.* 2008), o sea a medida que aumenta la diferencia en las distancias de las islas al continente las islas tienden a diferir más en sus comunidades. El patrón de decaimiento de la similitud en la composición con el aumento de las distancias geográficas ya fue observado tanto en diatomáceas y briofitas (Astorga *et al.* 2012), plantas vasculares (Whittaker 1960, Kadmon & Pulliam 1993, Nekola & White 1999; Morlon *et al.* 2008), como en los animales endotérmicos como las aves (Beckon 1993; Buckley & Jetz 2008), y ectotérmicos como los anfibios (Buckley & Jetz 2008) y reptiles (Calderón-Patrón *et al.* 2013). Fue verificado que la variación en la composición de las comunidades de serpientes de las islas del litoral del Estado de São Paulo es determinada principalmente por la distancia geográfica que existe entre la isla y el continente.

Existen cuatro mecanismos que no son exclusivos que pueden resultar en el padrón de decaimiento de la similitud tales como: tamaño, factores temporales, heterogeneidad ambiental y aislamiento de los hábitats (Nekola & White 1999, Soininen *et al.* 2007; Morlon *et al.* 2008). Con todo, en el presente estudio no verificamos una influencia del área en la variación de la composición de especies, además de eso, el presente estudio fue con islas de la misma edad (Tessler *et al.* 2006) y que están insertas en un mismo bioma (Morellato & Haddad 2000). Estos factores conjuntamente con el resultado encontrado de la influencia de la distancia en la composición de las comunidades sugiere que la limitación en la capacidad de dispersión el principal factor a afectar la variación en la composición de las comunidades de serpientes. Concomitantemente, cuando comparados a otros

grupos los reptiles son animales con menor capacidad de dispersión, de este modo, las faunas de islas, principalmente las más distantes del continente pueden ser relictuales, con poca influencia de la dispersión (e.g., Foufopoulos & Ives, 1999).

Debido a diferencias intrínsecas en la capacidad de dispersión es esperado que islas a diferentes distancias del continente fueran colonizadas por diferentes subconjuntos de especies. Para grupos con adaptaciones para la dispersión a larga distancias como las aves, murciélagos e insectos voladores, las comunidades insulares, independientemente de la distancia tienden a presentar una mayor homogeneidad en la composición de especies (Brown & Lomolino 2006, Fattorini 2010a, Cox & Moore 2013, Pitta *et al.* 2013). Con todo, cuando comparadas con especies con menor habilidad como serpientes, las comunidades insulares tienden a ser colonizadas por algunas pocas especies, tornando estos ambientes más diferentes su composición (Pitta *et al.* 2013). Debido a restricciones en la capacidad de dispersión las comunidades de serpientes tienden a ser más similares cuanto menor es la variación en la distancia al continente. En islas próximas del continente la similitud puede ser reflejo de la dispersión de diversas especies del continente para las islas debido a la pequeña distancia existente, pudiendo dispersarse de manera activa o mismo pasiva a la isla más cercana. Ya, en islas más distantes la dispersión es menos frecuente, solamente algunas pocas especies de serpientes con mayor capacidad de dispersión eventualmente podrían colonizar las islas más aisladas (Pitta *et al.* 2013), lo que puede favorecer el patrón observado en el presente estudio, que existe una mayor similitud en la composición entre las islas más distantes del continente en comparación a islas próximas al continente.

No encontramos relación en la distancia entre islas y la variación en la composición de las comunidades de serpientes. La dispersión de organismos de una isla para otra es llamada de hipótesis del trampolín ecológico, lo cual resultaría en un patrón de que islas más próximas presentarían una composición de especies más similar. El patrón predicho por la hipótesis de trampolín ya fue observado para diferentes grupos taxonómicos (Fattorini 2010a), inclusive reptiles

(Guerrero *et al.* 2005; Fattorini 2010b; Pitta *et al.* 2013), con todo, este patrón no fue observado en las comunidades de serpientes insulares del bosque Atlántico. La ausencia de relación entre las distancias y la composición de las comunidades ya fue observada en otros estudios (Kadmon & Pulliam 1993; Carvalho & Cardoso 2014). De manera general, en el sistema estudiado las distancias promedio entre las islas son mayores a comparación de las islas al continente sugiriendo así, que la dispersión de las especies se dé más frecuentemente a partir del continente y no de otras islas como propone la teoría del trampolín ecológico, ya que las grandes distancias entre islas dificultarían la dispersión de las serpientes.

La variación de la composición serpientes insulares fue independiente del área de las islas, o sea, una mayor área no parece aumentar la probabilidad de colonización. La relación entre área e riqueza de especies en sistemas insulares ya fue corroborada en diversos estudios (e.g., MacArthur & Wilson 1967, Carrascal & Palomino 2002, Visnadi & Vital 2001), inclusive buena parte de la base de datos utilizada en este estudio muestra la misma relación (ver Cicchi *et al.* 2007). Con todo, cuando evaluamos la composición de especies se verifica que la estructura y el establecimiento de las comunidades parece ser independiente del tamaño de la isla. Esto demuestra también que muchas teorías aplicadas a la riqueza de especies no necesariamente influyen en la determinación de patrones de ocupación de las islas (Kadmon & Pulliam 1993).

De manera general islas más próximas al continente son más semejantes en la composición de las comunidades de serpientes, no obstante, islas más distantes presentan una mayor variación en la composición entre sí y en comparación a islas más próximas al continente. En las islas más distantes del continente fueron registradas tres especies endémicas, todas pertenecientes a la familia Viperidae *Bothrops otavioi* de la isla Vitória (Barbo *et al.* 2012); *Bothrops insularis* de la isla de Queimada Grande (Marques *et al.* 2002); *Bothrops alcatraz* de la isla de Alcatrazes (Marques *et al.* 2002). Generalmente las islas continentales tienden a poseer faunas relictuais del continente (Foufopoulos & Ives, 1999) las cuales por estar aisladas pueden evolucionar de manera independiente en estas áreas, pudiendo resultar en eventos de especiación (Cox

& Moore 2013). Eventos de especiación en islas son relativamente comunes (e.g. Gillespie & Roderick 1998; Holland & Hadfield 2004; Muelner et al. 2008), y favorecen el aumento de la disimilitud en la composición entre las comunidades, independientemente de la distancia en relación al continente. Con todo, especies endémicas fueron observadas apenas en islas más distantes, lo que puede tener resultado en el patrón de similitud observado.

5. CONCLUSIÓN

El presente estudio demuestra que el grado de aislamiento de una isla es importante para la estructura de comunidades de serpientes insulares. Este trabajo, proporciona una evidencia de que la limitación en la capacidad de dispersión ejerce un papel importante en la formación de comunidades insulares. No en tanto, otros factores que no fueron evaluados en el presente estudio, como la heterogeneidad ambiental y la dinámica espacial y temporal de las islas, también pueden generar el mismo patrón observado (Nekola & White 1999, Soininen et al. 2007; Morlon *et al.* 2008). Siendo así, el papel de la dispersión en la composición de comunidades insulares de organismos con baja vagilidad, como los reptiles, pueden y deben ser mejor explorados, para que podamos entender cuál es la contribución de la fauna de los continentes para la composición de las comunidades insulares.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASTORGA, A.; OKSANEN, J.; LUOTO, M.; SOININEN, J.; VIRTANEN, R. & MUOTKA, T. 2012. Distance decay of similarity in freshwater communities: do macro- and microorganisms follow the same rules? *Global Ecology and Biogeography* 21: 365-375.
- BARBO, F. E.; GRAZZIOTIN, F. G.; SAZIMA, I.; MARTINS, M. & SAWAYA, R. 2012. A new and threatened insular species of lancehead from southeastern Brazil. *Herpetologica*, 68: 418-429
- BECKON, W. N. 1993. The effect of insularity on the diversity of land birds in the Fiji islands: implications for refuge design. *Oecologia* 94: 318-329.
- BROWN, J. H. & LOMOLINO, M. V. 2006. *Biogeografía*. FUNDEPEC Editora. ed. 2.690p
- BUCKLEY, L. B. & JETZ, W. 2008: Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 17836-17841.
- CALDERÓN-PATRON, J. M.; MORENO, C. E.; PINEDA-LOPEZ, R.; SANCHEZ-ROJAS, G. & ZURIA, I. 2013. Vertebrate Dissimilarity Due to Turnover and Richness Differences in a Highly Beta-Diverse Region: The Role of Spatial Grain Size, Dispersal Ability and Distance. *PLoS ONE* 8:1-10.
- CARVALHO, J. C. & CARDOSO, P. 2014. Drivers of beta diversity in Macaronesian spiders in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography* 41: 1859-1870.
- CENSKY, E. J.; HODGE, K. & DUDLEY, J. 1998. Over-water dispersal of lizard due to hurricanes. *Nature* 398: 556
- CENTENO, F. C.; SAWAYA, R. J. & MARQUES, O. A. V. 2008. Snake assemblage of Ilha de São Sebastião, southeastern Brazil: comparison to mainland. *Biota Neotropica* 8: 63-68.
- CICCHI, P. J. P.; SENA, M. A.; PECCINI-SEALE, D. M. & DUARTE, M. R. 2007. Snakes from coastal islands of State of São Paulo, Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 7: 227-240.
- CICCHI, P. J. P.; SERAFIN, H.; SENA, M. A.; CENTENO, F. C. & JIM, J. 2009. Herpetofauna em uma área de Floresta Atlântica na Ilha Anchieta, município de Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9: 201-212

CONNOR, E. F. & McCOY, E. D. 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *The American Naturalist* 6: 791-833.

COX, C. B. & MOORE, P. 2013 *Biogeografia: uma abordagem ecológica e evolucionária*. Libros Técnicos e Científicos LTC editora. 7 ed. 398p.

FATTORINI, S. 2010a. The influence of geographical and ecological factors on island beta diversity patterns. *Journal of Biogeography* 37: 1061-1070.

FATTORINI, S. 2010b. Influence of recent geography and paleogeography on the structure of reptile communities in a land-bridge archipelago. *Journal of Herpetology* 44: 242-252.

FOUFOPOULOS, J., AND A. R. IVES. 1999. Reptile extinctions on land-bridge islands: life-history attributes and vulnerability to extinction. *American Naturalist* 153: 1-25.

GILLESPIE, R.G. & RODERICK, G.K. 1998. Speciation and phylogeography of Hawaiian terrestrial arthropods. *Molecular ecology* 7:519-531.

GILLESPIE, R.G. & RODERICK, G.K. 2002 Arthropods on islands: colonization, speciation, and conservation. *Annual Review of Entomology*, 47: 595–632.

GUERRERO, J. C.; VARGAS, J. M. & REAL, R. 2005. A hypothetic-deductive analysis of the environmental factors involved in the current reptile distribution pattern in the Canary Islands. *Journal of Biogeography* 32: 1343–1351.

HAMMER, Ø. HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9pp.http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.html.

HEANEY, L. R. 1984. Mammalian species richness on islands on the Sunda Shelf, Southeast Asia. *Oecologia* 61: 11-17.

HEPP, L. U.; MELO, A.S. 2008 Ferramentas estatísticas para análises de dados provenientes de biomonitoramento. *Oecologia Brasiliensis* 12: 463-486.

HOLLAND, B. S. & HADFIELD, M. G. 2004. Origin and diversification of the endemic Hawaiian tree snails (Achatinellidae: Achatinellinae) based on molecular evidence. *Molecular phylogenetics and Evolution* 32: 588–600.

KADMON, R & PULLIAN, R. 1993. Island biogeography: Effect of geographical isolation on species composition. *Ecology* 74: 977-981.

KOHN, D. D & WALSH, D. M. 1994. Plant species richness- the effect of islands size and habitat diversity. *Journal of Ecology* 82: 367-377.

- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 2012. Numerical Ecology, 3 ed. Elsevier. 990p.
- LOMOLINO, M. V.; BROWN, J. H. & SAX, D. F. 2010. Island Biogeography Theory: reticulations and reintegration of "a biogeography of the species" In: LOSOS, J. B. & RICKLEFS, R. E. 2010. The theory of island biogeography revisited. Princeton university press. 495p.
- MAC ARTHUR, R. H & WILSON, E. O. 1967. The theory of islands biogeography. Princeton University Press. 108p.
- MANTEL, N. 1967. The detection of disease clustering and generalized regression approach. Cancer Research 27: 209-220.
- MARQUES, O. A., MARTINS, M. & SAZIMA, I. 2002. A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the Bothrops jararaca group (Serpentes, Viperidae). Herpetologica 58: 303-312.
- MORLON, H.; CHUYONG, G.; CONDIT, R.; HUBBELL, S.; KENFACK, D.; THOMAS, D.; VALENCIA, R. & GREEN, J. L. 2008. A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. Ecology letters 11: 904-917.
- MORELLATO, L. P. C. & HADDAD, C. F. B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. Biotropica 32: 786-792.
- MORRISON, L. W. 2014. The small-islands effect: empty islands, temporal variability and the importance of species composition. Journal of Biogeography 41: 1007-1017.
- MUELNER, A. N.; PANNELL, C.; COLEMAN, A. & CHASE, M. W. 2008. The origin and evolution of Indomalayan, Australasian and Pacific island biotas: insights from Aglaieae (Meliaceae, Sapindales). Journal of Biogeography 35: 1769-1789.
- NECKOLA, J. & WHITE, P. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. Journal of Biogeography 26: 867-878.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, G. F.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, H. H. & WAGNER, H. 2015. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1 <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- OLSON, D. M.; DINERSTEIN, E., WIKRAMANAYAKE, E. D.; BURGESS, N. D.; POWELL, G. V.; UNDERWOOD, E. C. & KASSEM, K. R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. BioScience 51: 933-938.

PEEL, M. C.; FINLASON, B. L. & McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 4: 439-473.

PITTA, E.; KASSARA, C.; GIOKAS, S. & SFENTHOURAKIS, S. 2013. Compositional dissimilarity patterns of reptiles and amphibians in insular systems around the world. *Ecol Res* 28: 633-642.

POUGH, H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2006. *A vida dos vertebrados*. Atheneu. ed 4. 683p.

R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

RICHMAN, A. D; CASE, T. J. & SCHWANER, T. D. 1988. Natural and unnatural extinction rates of reptiles on islands. *American Naturalist* 131: 611-630.

SAVIDGE, J. 1987. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* 68: 660-668.

SCHWANER, T. D. 1991. Spatial patterns in tiger snakes (*Notechis ater*: Elapidae) on offshore islands of southern Australia. *Journal of Herpetology* 25: 278-283.

SILVEIRA, M. L. R. 2009. Herpetofauna do Boqueirão Sul da Ilha Comprida, litoral do Estado de São Paulo. Trabalho de conclusão de curso. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

SIMBERLOFF, D. F. 1974. Equilibrium theory of Island Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 161-182.

SOUZA, C. R. & LUNA, G. C. 2008. Unidades quaternárias e vegetação nativa de planície costeira e baixa encosta da serra do mar no litoral norte de São Paulo. *Revista do Instituto Geológico* 29: 1-18.

SOININEN, J.; MCDONALD, R. & HILLEBRAND, H. 2007. The distance decay of similarity in ecological^o communities. *Ecography* 30: 3-12.

TESSLER, M. G; GOYA, S. C; YOSHIKAWA, P. S & HURTADO, S. N. 2006 in Muehe, D. (org.) *Erosão e Progradação do Litoral Brasileiro*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, D.F., Brasil. 476p.

VISNADI, S.R, VITAL, D.M. 2001. Briófitas das ilhas de Alcatrazes, do Bom Abrigo, da Casca e do Castilho, Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 15: 255-270.

WALLACE, A. R. 1802. Island life or the phenomena and causes of insular faunas and floras including a revision and attempted solution of the problem of geological climates. MacMillan and Company ed 2.598p.

WHITTAKER, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs 30: 279-338.

WHITTAKER, R. H & PALACIOS, J. M. F. 2007. Island biogeography: Ecology, evolution and conservation. Oxford University Press. ed 4. 416p.

ANEXOS

ANEXO A- Índice de similitud Jaccard para el conjunto de islas estudiadas

TABLA 3 Índice de similitud Jaccard (J) para el conjunto de islas estudiadas. AL: Alcatrazes; AN: Anchieta; BA: Barnabé; BOA: Bom Abrigo; BU: Buzios; CN: Cananeia; CAR: Cardoso; COM: Comprida; COU: Couves; MAV: Mar Virado; MOT: Monte de Trigo; POT: Porchat; POR: Porcos; QG: Queimada Grande; SAN: Santo Amaro; SAS: São Sebastião; SV: São Vicente; VIT: Vitória

Islas	AL	AN	BA	BOA	BU	CN	CAR	COM	COU	MAV	POT	POR	QG	SAN	SAS	SV	VIT
AL	1																
AN	0,1111	1															
BA	0,2000	0,1429	1														
BOA	0,0000	0,3333	0	1													
BU	0,3333	0,2500	0,2000	0	1												
CN	0,1111	0,3750	0,1250	0,1250	0,1765	1											
CAR	0,0385	0,2609	0,0417	0,0870	0,0800	0,5000	1										
COM	0,1111	0,3750	0,0588	0,1250	0,1765	0,4545	0,4444	1									
COU	0,0000	0,1667	0,0000	0,5000	0,0000	0,0625	0,0435	0,0625	1								
MAV	0,0000	0,2857	0,0000	0,0000	0,1667	0,1875	0,1304	0,1875	0,0000	1							
POT	0,0769	0,6000	0,0909	0,2000	0,1667	0,5294	0,4348	0,5294	0,1000	0,3000	1						
POR	0,0000	0,1667	0,0000	0,0000	0,0000	0,0625	0,0435	0,0625	0,0000	0,3333	0,1000	1					
QG	0,2000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	1				
SAN	0,0870	0,2857	0,0455	0,0952	0,1364	0,4800	0,6296	0,4800	0,0476	0,1429	0,4091	0,0476	0	1			
SAS	0,1429	0,3000	0,1000	0,1000	0,1429	0,5652	0,4828	0,4400	0,0500	0,0952	0,2500	0,0500	0,0476	0,4138	1		
SV	0,0800	0,2609	0,0870	0,0870	0,1250	0,5600	0,6429	0,5600	0,0435	0,1304	0,4348	0,0435	0,0000	0,5714	0,5926	1	
VIT	0,1429	0,4286	0,2000	0,5000	0,1429	0,1765	0,1250	0,1765	0,2500	0,0000	0,2727	0,0000	0,0000	0,1364	0,1429	0,1250	1

ANEXO B- Variación en la distancia al continente de las islas estudiadas.

TABLA 4 Matriz de variación en la distancia al continente entre las islas analizadas (medidas en kilómetros). AL: Alcatrazes; AN: Anchieta; BA: Barnabé; BOA: Bom Abrigo; BU: Búzios; CN: Cananeia; CAR: Cardoso; COM: Comprida; COU: Couves; MAV: Mar Virado; MOT: Monte de Trigo; POT: Porchat; POR: Porcos; QG: Queimada Grande; SAN: Santo Amaro; SAS: São Sebastião; SV: São Vicente; VIT: Vitória

Islas	AL	AN	BA	BOA	BU	CN	CAR	COM	COU	MAV	POT	POR	QG	SAN	SAS	SV	VIT
AL	0																
AN	32.91	0															
BA	33.39	0.48	0														
BOA	29.85	3.06	3.54	0													
BU	9.31	23.6	24.08	20.54	0												
CN	33.16	0.25	0.23	3.31	23.85	0											
CAR	33.32	0.41	0.07	3.47	24.01	0.16	0										
COM	33.09	0.18	0.3	3.24	23.78	0.07	0.23	0									
COU	30.87	2.04	2.52	1.02	21.56	2.29	2.45	2.22	0								
MAV	31.4	1.51	1.99	1.55	22.09	1.76	1.92	1.69	0.53	0							
POT	33.17	0.26	0.22	3.32	23.86	0.01	0.15	0.08	2.3	1.77	0						
POR	32.66	0.25	0.73	2.81	23.35	0.5	0.66	0.43	1.79	1.26	0.51	0					
QG	1.4	34.31	34.79	31.25	10.71	34.56	34.72	34.49	32.27	32.8	34.57	34.06	0				
SAN	33.35	0.44	0.04	3.5	24.04	0.19	0.03	0.26	2.48	1.95	0.18	0.69	34.75	0			
SAS	31.64	1.27	1.75	1.79	22.33	1.52	1.68	1.45	0.77	0.24	1.53	1.02	33.04	1.71	0		
SV	33.28	0.37	0.11	3.43	23.97	0.12	0.04	0.19	2.41	1.88	0.11	0.62	34.68	0.07	1.64	0	
VIT	4.57	37.48	37.96	34.42	13.88	37.73	37.89	37.66	35.44	35.97	37.74	37.23	3.17	37.92	36.21	37.85	0

OBS.: Cálculo de la variación de distancia al continente entre dos islas $DIS = |DIS_A - DIS_B|$ Donde DIS_A y DIS_B corresponde a la distancia al continente de la isla A y B respectivamente calculadas en kilómetros.

ANEXO C - Variación en el tamaño superficial de las islas estudiadas

TABLA 3. Variación* en el tamaño superficial o área (hectáreas) de las islas estudiadas. AL: Alcatrazes; AN: Anchieta; BA: Barnabé; BOA: Bom Abrigo; BU: Buzios; CN: Cananeia; CAR: Cardoso; COM: Comprida; COU: Couves; MAV: Mar Virado; MOT: Monte de Trigo; POT: Porchat; POR: Porcos; QG: Queimada Grande; SAN: Santo Amaro; SAS: São Sebastião; SV: São Vicente; VIT: Vitória

Islas	AL	AN	BA	BOA	BU	CN	CAR	COM	COU	MAV	POT	POR	QG	SAN	SAS	SV	VIT
AL	0																
AN	693	0															
BA	38.4	654.6	0														
BOA	19	674	19.4	0													
BU	620	73	581.6	601	0												
CN	121.3	814.3	159.7	140.3	741.3	0											
CAR	22365	21672	22326.6	22346	21745	22486.3	0										
COM	19865	19172	19826.6	19846	19245	19986.3	2500	0									
COU	70.5	763.5	108.9	89.5	690.5	50.8	22435.5	19935.5	0								
MAV	16	709	54.4	35	636	105.3	22381	19881	54.5	0							
POT	120	813	158.4	139	740	1.3	22485	19985	49.5	104	0						
POR	110.8	803.8	149.2	129.8	730.5	10.5	22475.8	19975.8	40.3	94.8	9.2	0					
QG	295	398	256.6	276	325	416.3	22070	19570	365.5	311	415	405.8	0				
SAN	13865	13172	13826.6	13846	13245	13986.3	8500	6000	13935.5	13881	13985	13975.8	13570	0			
SAS	33465	32772	33426.6	33446	32845	33586.3	11100	13600	33535.5	33481	33585	33575.8	33170	19600	0		
SV	5865	5172	5826.6	5846	5245	5986.3	16500	14000	5935.5	5881	5985	5975.8	5570	8000	27600	0	
VIT	86	606.7	47.9	67.3	533.7	207.6	22278.7	19778.7	156.8	102.3	206.3	197.1	208.7	13778.7	33378.7	5778.7	0

OBS: Calculo de variación del área entre dos islas $AREA = |A_A - A_B|$ Donde A_A y A_B corresponde a la superficie de la isla A y B respectivamente calculadas en hectáreas.

ANEXO D

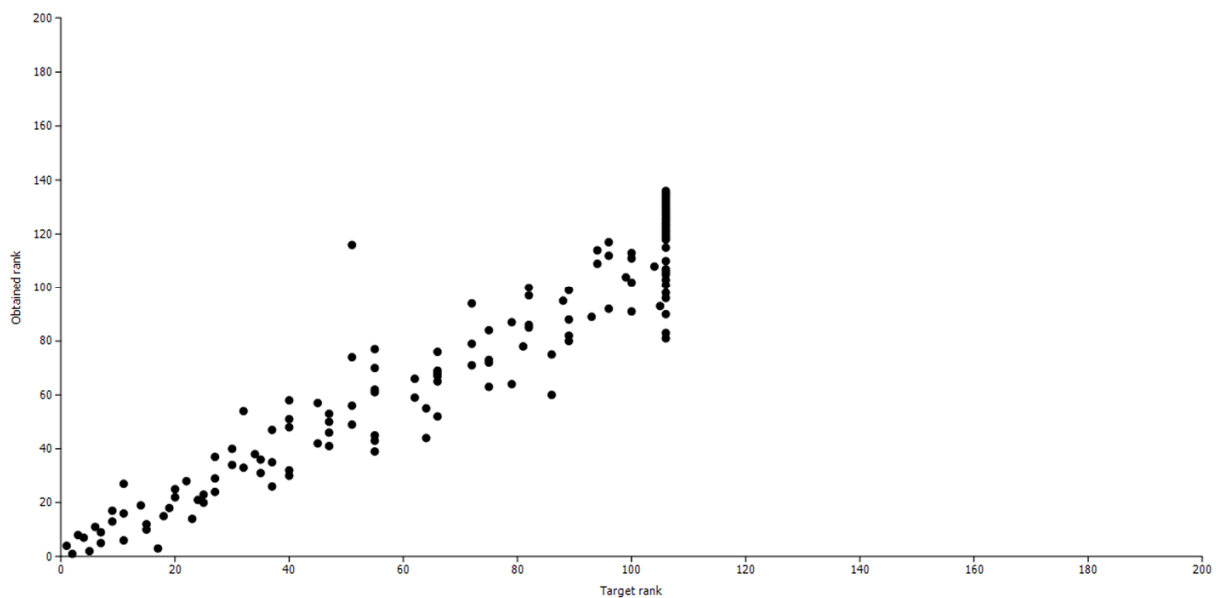


Figura 3 Grafico del stress del análisis NDMS